# Über die Fortentwicklung in der Familie der Malpighiaceae.

Von

**F. Niedenzu.**

Schon in den »Natürl. Pflanzenfamilien« versuchte ich die Malpighiaceen-Gattungen, ja auch die Gruppen nach Möglichkeit unter dem Gesichtspunkte einer phylogenetischen Entwicklung derart zu ordnen, daß die phylogenetisch älteren voranstehen, die jüngsten den Schluß bilden. Noch schärfer habe ich nach demselben Grundsatz die Anordnung der Arten in meinen Monographien von Malpighiaceen-Gattungen durchgeführt. Ein Beispiel möge dieses Bestreben erläutern.

Der Hauptwert für die Unterscheidung der Malpighiaceen-Gattungen wird seit Jussieu auf die Fruchtbildung, insbesondere bei den so zahlreichen Flügelfrüchtigen auf die Ausbildung des oder der Flügel gelegt. In der Gruppe der *Hiraeeae* herrscht der Randflügelapparat vor, bei den Ausgangsgattungen *Mascagnia* (§ *Eumascagnia*) und *Aspidopterys* ein einziger zusammenhängender Randflügel, bei *Triopterys* und *Tritomopterys* und ebenso bei der altweltlichen *Hiptage* 3, bei *Tetrapterys* 4 Seitenflügel. Bei *Tetrapterys* liegt nun die Herausentwicklung dieser 4 Seitenflügel aus dem ursprünglich einfachen von *Mascagnia* und die Weiterentwicklung dieses Flugapparates innerhalb der großen Gattung und damit die Fortentwicklung der Gattung selbst recht klar vor Augen.

Die erste *Mascagnia*-Untergattung *Mesogynixa* zerfällt in die 3 Sektionen: 1. *Eumascagnia* mit (wenigstens unterhalb des Nüßchens) zusammenhängendem Randflügel, 2. *Pleuropterys* mit 2 völlig (d. h. bis hinab zum Nüßchen) voneinander getrennten Randflügeln und kleinem Rückenkamm, 3. *Notopterys* mit 3 ziemlich gleichgroßen Flügeln (2 seitlichen und einem Rückenflügel). An diese dritte *Mascagnia*-Sektion *Notopterys* schließt sich nun die *Tetrapterys*-Sektion *Macrophyllaris* so eng an, daß eigentlich (wie ich u. a. in der Abhandlung »De genere *Tetrapteryge*« auf S. 5, Anmerk. 1 ausgeführt habe) die Entscheidung darüber, ob gewisse Arten zu *Mascagnia* § *Notopterys* oder zu *Tetrapterys* § *Macrophyllaris* zu rechnen seien, nicht ganz ohne Willkür getroffen wird. Stände nicht der Name *Tetrapterys* im Wege, so würde ich es für das richtigste halten,

die ganze Sektion *Notopterys* zur Gattung *Tetrapterys* § *Macrophyllaris* zu ziehen. Vielleicht tue ich das schließlich noch, eingedenk dessen, daß man ja auch z. B. *Ledum* zu den »Sympetalen« rechnet.

Aus dem Randflügelapparat von § *Notopterys* (2 rundlichen Flügeln) entwickelt sich nun der von *Tetrapterys* § *Macrophyllaris* in der Weise, daß jeder der beiden Seitenflügel durch einen etwa in der Mitte des Außenrandes nach und nach tiefer hinabgehenden Einschnitt in 2 zunächst rundliche Teile zerspaltet, die, oft gebuchtet oder zackig ausgeschnitten, mehr und mehr sich in der Richtung vom Nüßchen weg strecken und damit elchgeweihartig gestaltet (Subsect. *Leptoclona*) erscheinen, schließlich aber (Subsect. *Stauropterys*) durch Schwinden der Zacken immer mehr ganzrandig und länglich werden. Dieser Werdegang kann manchmal (wenigstens teilweise) ganz deutlich innerhalb einer Art beobachtet werden, so z. B. bei *T. microphylla* und bei *T. racemulosa*, von welch letzterer ich l. c. S. 8 schrieb: »Alae laterales nunc tantum binae suborbiculares 1 cm diametro subintegrae vel leviter sinuatae, nunc ± profunde, sicut *Alcis* cornua, incisae, nunc utraque disrepta in binas subaequales inter se continuas.«

Einen anderen, selbständigen Anschluß an die Gattung *Mascagnia* nimmt die 2. Sektion von *Tetrapterys*, § *Microphyllaris*, zu welcher die Grisebachsche *Schizopterys* zählt, aus Arten gebildet, die von Jussieu (soweit sie ihm überhaupt bekannt waren) zu seiner *Hiraea*-Sektion *Mascagnia* gestellt worden waren. Auch z. B. bei den hierher gehörigen Arten *Tetrapterys Warmingiana* und *T. Poeppigiana* sind die beiden »alae laterales flabellato-obovatae profunde bi- vel trilobae« bezw. »lacero-bi- vel trilobae«, schließen sich also eng an die *Mascagnia*-Sektion *Pleuropterys* an. Und in ganz gleicher Weise finden sich die zwischen Rückenkamm und Seitenflügeln auftretenden Höcker, Stacheln, Kämme oder Flügelchen in der einen wie in der anderen Gattung bald vor (z. B. bei *Mascagnia lasiandra* [Juss.] Ndz. und *M. metallicolor* Ndz.), bald fehlen sie; letzteres freilich bei *Mascagnia* häufiger, bei *Tetrapterys* seltener. — Wie in der *Tetrapterys*-Sektion *Macrophyllaris*, so sind auch bei der beigeordneten Sektion *Microphyllaris* die 4 Randflügel anfänglich kurz und breit (± verkehrt-eiförmig) und ± gezähnt oder buchtig; allmählich werden sie auch hier länglich und ganzrandig.

Die 4 Randflügel von *Tetrapterys* sind zunächst sowohl bei *Macrophyllaris* als auch bei *Microphyllaris* alle 4 gleichgroß. In der ersteren werden bei der Subsektion *Pentapterys* die oberen allmählich kleiner; dasselbe gilt für die Gattung *Mionandra*, die sich augenscheinlich aus *Pentapterys* entwickelt hat. Bei der *Tetrapterys*-Untergattung *Caulolepis* aber, die wohl als Fortentwicklung von *Microphyllaris* anzusehen ist, überragen allmählich die beiden oberen Flügel die unteren mehr und mehr, bis sie schließlich fast 3 mal so groß als die letzteren werden.

Gleichzeitig schwinden bei der fortgeschrittensten Subsektion *Leiocarya* die Zwischengebilde zwischen dem Rückenkamm und den Randflügeln vollständig.

Während so die Fruchtform von *Tetrapterys* einer systematisch vortrefflich verwendbaren Vielgestaltigkeit unterworfen ist, unterliegt bei ihr — ganz im Gegensatz zu so vielen anderen Malpighiaceen-Gattungen — das Andröceum nur sehr geringen Veränderungen; es bleibt eigentlich durchgehends strahlig, nur nimmt es bei *T. crebriflora* einen schwachen, bei der nächstfolgenden *T. mucronata* einen etwas deutlicheren Anlauf zur Zygomorphie unter Förderung der Vorderseite.

Dagegen geht Hand in Hand mit der Fortentwicklung in der Fruchtbildung eine Abänderung der Narben (wenigstens innerhalb der 2. Untergattung *Caulolepis*) vor sich, ebenso ein Übergang von echten (einfachen oder zusammengesetzten) Trauben in Dolden (wenigstens in den Teilblütenständen) und von blattstielständigen »interpetiolaren« Nebenblättchen zu stengelständigen, die dann sehr bald »intrapetiolar« werden und ± miteinander zu einer einzigen »ungeteilten Intrapetiolarstipel« verwachsen.

Derartige Formverschiedenheiten fasse ich nun als Fortentwicklung auf und will nachfolgend die wichtigsten kurz (mit Rücksicht auf den verfügbaren Raum) behandeln. Die angezogenen Beispiele entstammen größtenteils dem tropischen Amerika, wo ja die Familie ihre Hauptvertretung hat.

### A. Blütenachse.

Es ist den Systematikern geläufig, in einem Formenkreise die Formen mit erhabener Blütenachse als die ursprünglicheren, die mit flacher oder gar ausgehöhlter als die jüngeren anzusehen. Diese Auffassung erscheint auch bei den *Malpighiaceae* als zutreffend. Dementsprechend habe ich schon in den »Natürl. Pflanzenfam.« die Familie in 1. *Pyramidotorae*, 2. *Planitorae* eingeteilt. Der erstere Name ist dadurch begründet, daß in jener Unterfamilie zumeist 3 untereinander freie Fruchtblätter vorkommen, so daß dementsprechend die Blütenachse, soweit an ihr die 3 Fruchtblätter sitzen, eben eine 3seitige Pyramide bildet. Ausnahmsweise habe ich bei den untersuchten vielen Hunderten von Blüten aus den verschiedensten Arten auch wohl — allerdings außerordentlich selten — in der einen oder anderen Blüte 4 (meines Wissens nur ein einziges Mal sogar 5) Fruchtblätter gefunden, was man wohl als Atavismus auffassen darf. Typisch 2 Fruchtblätter finden sich bei *Diaspis*; demgemäß ist hier die Blütenachse 2schneidig. In den »abnormen« Blüten von *Janusia*, *Camarea*, *Aspicarpa* und *Tritomopterys diandra* kommen typisch auch nur 2 Fruchtblätter vor, von denen das eine häufig auch noch verkümmert; hier ist aber die Blütenachse schon beinahe flach.

Bei den fortgeschrittensten Gattungen der *Malpighieae* (der fortgeschrittensten *Planitorae*-Gruppe) höhlt sich die Blütenachse schon einigermaßen

aus, während gleichzeitig die Kelchblätter am Grunde miteinander zu verwachsen beginnen.

Das sogenannte »Carpophor« von *Lophanthera* ist nicht als Achsengebilde, sondern als der unterste Teil des Gynäceums anzusprechen.

### B. Gynäceum, Frucht.

1. Wie schon unter A. erwähnt, zeigt das typische Gynäceum der *Malpighiaceae* 3 Fruchtblätter; lediglich bei der sonst primitiven Gattung *Diaspis* kommen typisch nur 2 Fruchtblätter vor. Hingegen dürfte in den übrigen Fällen das Fehlen des vorderen Fruchtblattes auf neuerlichen Abort zurückzuführen sein; so in den abnormen Blüten von *Tritomopterys*, *Janusia*, *Camarea* und *Aspicarpa*, bei *Spachea* § *Euspachea*, bei manchen *Bunchosia*-Arten, bei *Dicella* und *Diacidia*. Es zählen nämlich alle diese zu den fortgeschrittensten Formen. Und ein Abort des unpaaren (vorderen) Fruchtblattes bereitet sich auch sonst vielfach vor (z. B. bei manchen *Mascagnia*-, *Hiraea*- und *Stigmatophyllum*-Arten) oder ist schon ziemlich weit gediehen in der Verkümmerung des Fruchtknotens und Griffels (z. B. auch bei der altweltlichen Gattung *Acridocarpus*).

2. Die Griffel und Narben sind in den Urtypen (z. B. bei *Aspidopterys*, bei den ersten 6 *Mascagnia*-Arten, bei sehr vielen *Tetrapterys*-, *Heteropterys*-, *Banisteria*-, ziemlich bei allen *Byrsonima*-Arten usw.) unter sich gleich, sonach das Gynäceum 3strahlig. Bei den fortgeschritteneren Arten dieser Gattungen, ferner so ziemlich bei allen *Hiraea*-, *Stigmatophyllum*- und *Malpighia*-Arten und bei vielen anderen Gattungen ist es insofern 2seitig-symmetrisch, als der vordere (unpaare) Griffel in der Regel kleiner, dünner usw. wird, als die beiden unter sich (wenigstens spiegelbildlich) kongruenten hinteren. Dagegen gehört in den eingriffeligen Blüten von *Gaudichaudia*, *Tritomopterys*, *Schwannia*, *Janusia*, *Camarea* und *Aspicarpa* und gleicherweise auch bei der paläotropischen *Hiptage* der einzige kräftig entwickelte Griffel gerade dem vorderen, unpaaren Fruchtblatt an; und man kann die stufenweise fortschreitende Verkümmerung der übrigen Griffel bei *Gaudichaudia* und *Tritomopterys* geradezu verfolgen. — Bei den Grundtypen sind die Griffel gerade; bei den fortgeschritteneren nehmen sie (namentlich die beiden größeren, hinteren) gern mehr und mehr die Form eines ς, bezw. von Steinbockshörnern an; so bei *Mascagnia*, *Hiraea*, *Banisteria*, *Malpighia* usw. — Bei den allermeisten Gattungen sind die Griffel endständig, rücken aber manchmal mehr und mehr an der Bauchseite der Fruchtknoten hinab. — Bei fast allen Gattungen sind die Griffel frei; nur bei vielen *Bunchosia*-Arten verwachsen sie miteinander ± hoch hinauf (selbst bis zur Narbe) und bei *Echinopterys* bis unter die getrennt bleibenden, die Narben tragenden Enden. — Der Narbenfleck befindet sich bei den ursprünglichen Typen entweder genau auf dem Scheitel des Griffelendes und hat dann Kreisform, oder er liegt an der Innenecke

des abgestutzten Griffelendes und ist dann bald kreisförmig, bald elliptisch getreckt in der Medianebene oder quer zu ihr. Die Fortentwicklung erfolgt nun gewöhnlich so: Das Griffelende verbreitert sich; so am deutlichsten bei *Stigmatophyllum*, aber auch schon bei *Mascagnia, Tetrapterys, Hiraea*, *Heteropterys*, *Thryallis*, *Spachea*, *Malpighia*, *Dicella* u. a.; dabei liegt der Narbenfleck meist an der Innenecke; bei der *Mascagnia*-Untergattung *Plagiogynixa* und der *Tetrapterys*-Subsektion *Brachygynixa* bildet er einen Querstrich, der sich bei der Subsektion *Distictis* in 2 seitliche Punkte trennt und bei der Sektion *Lophogynixa* zu einem schräg verlaufenden, helmraupenartigen Gebilde wird. — Auch diese Umformungen bezw. Verwachsungen der Griffel und Narben schreiten innerhalb der Gattungen in der Weise fort, wie das aus der Anordnung der Arten in meinen verschiedenen Monographien im einzelnen ersichtlich ist.

3. Die Frucht ist in der Unterfamilie der *Pyramidotorae* eine Sammelfrucht aus meist 3 gewöhnlich mit irgend einem Flugapparat versehenen Nüßchen. Die weiter fortgeschrittenen *Planitorae* haben einheitliche Früchte und zwar die *Galphimieae* trockene Spalt- und Springfrüchte, die *Malpighieae* (die am weitesten fortgeschrittenen *Malpighiaceae*) aber Steinfrüchte mit zunächst (*Malpighia* und *Bunchosia*) getrennten, einfächerigen Steinen und endlich (*Byrsonima*, *Alcoceratothrix*) einem mehrfächerigen Stein — oder (*Diacidia*) eine 3- bis 2-fächerige und schließlich (*Dicella*, *Glandonia* und *Burdachia*) eine durch Abort 1 fächerig-1 samige Nuß.

Eine gemeinsame Ausgangsform für die Früchte der 3 Gruppen der *Pyramidotorae* (*Hiraeeae*, *Banisterieae* und *Tricomarieae*) ist nicht vorhanden (weder lebend, noch auch — soweit mir bekannt — vorweltlich). Es bleibt aber bemerkenswert, daß gerade die ursprünglichen Typen der Ausgangsgattungen der *Banisterieae* (*Heteropterys* und *Banisteria*), nämlich in *Heteropterys* die 1. Grex *Pterygopleura* und in *Banisteria* die 1. Sektion *Monoctenia* außer dem Rückenflügel auch noch jederseits einen Nebenkamm besitzen, der bei allen anderen *Heteropterys*-Arten und bei der 2. *Banisteria*-Sektion *Leiococca* in Wegfall kommt. Hingegen sind die seitlichen Höcker, Stacheln, Kämme und Flügelchen bei der 2. Untergattung *Eubanisteria*, bei *Peixotoa* und *Stigmatophyllum* und ebenso die reihenweise auftretenden seitlichen Kämme oder Flügel bei der 3. *Banisteria*-Untergattung *Pleiopterys* als nachträgliche Zusatz-Bildungen anzusehen. — Eigenartig ist die Auflösung der Kammflügel von *Camarea* und *Aspicarpa* in Stachel- oder Höckerreihen. Vielleicht hat sich derselbe Vorgang schon frühzeitig bei den Vorfahren der *Tricomarieae* abgespielt. Mit *Camarea* und *Aspicarpa* selbst haben aber die *Tricomarieae* keinen näheren Zusammenhang.

Auf die Weiterentwicklung des Randflügelapparates von *Tetrapterys* bin ich schon oben ausführlich eingegangen. Eine weitgehende Fortentwicklung des Flugapparates erfolgt aber namentlich schon bei *Mascagnia*.

Während bei der altweltlichen Ausgangsgattung *Aspidopterys* lediglich der stets ringsum zusammenhängende Randschild ausgebildet ist, welcher (etwa wie in der Ulmenfrucht) das Nüßchen ungefähr in der Mitte trägt, fehlt der Rückenkamm unter den ursprünglicheren Arten der neuweltlichen Ausgangsgattung *Mascagnia* nur den beiden Arten *M. vacciniifolia* Ndz. (aus Zentralamerika) und *M. parvifolia* (Juss.) Ndz. (aus Mexiko), die aber durch die beginnende Zygomorphie des Andröceums sich doch nicht mehr als die ursprünglichsten Arten von *Mascagnia* (Unterg. *Mesogynixa*, Sect. *Eumascagnia*, Subsect. *Psilopetalis*, Ser. *Zygandra*) erweisen; bei allen anderen *Mascagnia*-Arten, insbesondere auch schon bei der vorausgehenden *Psilopetalis*, Ser. *Actinandra*, kommt ein solcher Rückenkamm vor, der überdies gewöhnlich auch ± auf die Bauchseite übergreift. Er hält sich dann bei *Mascagnia*, *Hiraea*, *Triopterys*, *Tetrapterys*, *Mionandra*, *Dinemandra*, *Diplopterys*, *Gaudichaudia* und *Tritomopterys* und verschwindet erst wieder bei relativ weit fortgeschrittenen Typen (*Hiraea transiens* Ndz., *H. affinis* Miq., *Tetrapterys magnifolia* Ruiz). Andererseits findet sich dieser Rückenkamm auch bei den fortgeschrittensten *Aspidopteryginae*, bald ungeteilt (*Hiptage*), bald in eine Reihe zungen- oder stachelförmiger Teile aufgelöst (*Tristellateia*).

Eine fernere, später auftretende, bei den noch weiter fortgeschrittenen Typen aber auch zuerst wieder verschwindende Zusatzbildung sind die zwischen Rückenkamm und Seitenflügel (ja auch auf der Bauchseite des Randflügels auftretenden) Kämme, Stacheln und dergleichen Auswüchse; so bei manchen Arten von *Mascagnia* § *Pleuropterys* (*M. lasiandra* [Juss.] Ndz., *M. metallicolor* Ndz.), § *Notopterys* (*M. ambigua* [Juss.] Gris.) und Untergattung *Plagiogynixa* (*M. macroptera* [DC.] Ndz.), bei vielen *Tetrapterys*-Arten aus verschiedenen Sektionen (jedoch schon wieder verschwunden bei der fortgeschrittensten Sektion *Leiocarya*), ferner bei *Diplopterys* und *Dinemandra*, nicht aber bei den doch sonst fortgeschrittensten Gattungen *Gaudichaudia* und *Tritomopterys*, die sich anscheinend aus der *Eumascagnia*-Subsektion *Psilopetalis* herausentwickelt haben. Auch bei der aus *Tetrapterys* fortentwickelten Gattung *Mionandra* sowie bei allen altweltlichen *Hiraeeae* (d. i. den *Aspidopteryginae*) fehlt eine solche Zusatzbildung.

In meiner 1912 als »Arbeiten aus d. bot. Inst. d. Lyc. Hos. IV« erschienenen Abhandlung »*Malp.* americ. I.« S. 12 habe ich die kurz vorher (»De gen. *Mascagnia*« S. 18 und »De gen. *Tetrapteryge*« S. 31) aufgestellte »Gattung« *Malpighiodes* als Subsektion der *Tetrapterys*-Sektion *Microphyllaris* zugeteilt. Freilich nehmen sich die Früchte der beiden Arten (*T. Benthamiana* Gris. und *T. ligustrifolia* Ndz. mit ihren kurzen, dicken Emergenzen, die, wie überhaupt die gesamte Fruchtwandung, fleischig oder doch krustenartig sind, neben den richtigen Flügelfrüchten mit lederigen oder häutigen Flügeln der sonstigen *Tetrapterys*-Arten recht sonderbar

aus. Indes ist die Blütenachse deutlich 3seitig-pyramidal, auch die ganze Form der Teilfrüchte derjenigen der kurzflügeligen und an Zwischen-Emergenzen reichen Samarae z. B. von *Tetrapterys chalcophylla* Juss. (vergl. »De gen. *Tetrapteryge*« S. 31, Anmerk. 13) so ähnlich, daß es doch wohl besser ist, obige beiden Arten nicht davon zu trennen. *Malpighiodes* stellt einen erst im Gattungwerden begriffenen Formenkreis vor, gewissermaßen eine noch unfertige Gattung. Große Ähnlichkeit mit ihren Teilfrüchten haben die Teile der Früchte von *Malpighia mexicana* Juss.; auch bei dieser findet sich im Fruchtfleisch ein »putamen 3cristatum cristis tenuibus usque 5 mm latis cristulisque altis transversis seriatim muricatum« (»De gen. *Malpighia*« S. 4). Damit soll nicht behauptet werden, daß *Malpighia* von den jetzt lebenden *Tetrapterys*-Arten abstamme; wohl aber mag uns durch *Malpighiodes* der Vorgang vor Augen gestellt werden, durch welchen *Malpighia* (und zwar zunächst die Sektion *Ptilothrix*) dereinst aus *Tetrapterys*-ähnlichen Stammeltern sich entwickelt haben mag.

Wie die altweltlichen *Hiraeeae*, so zeigen auch unter den *Banisterieae* die paläotropischen *Sphedamnocarpinae* eine viel weniger gegliederte Fruchtwandung; ihr Nüßchen wächst lediglich in den Rückenflügel aus, bleibt aber an den Seiten glatt. Unter den neotropischen *Banisteriinae* entwickeln aber, wie oben erwähnt, gerade die ältesten Formen außer dem großen Rückenflügel einen — freilich bald schwindenden — Seitenkamm, der also doch auch wohl nur als eine kurzlebige Durchgangsbildung (vgl. oben S. 166) zu gelten hat, bei fortgeschritteneren Typen (*Stigmatophyllum*, *Peixotoa*) auch vorkommt und bei den fortgeschrittensten (*Camarea* und *Aspicarpa*) besonders deutlich auftritt. Der Rückenflügel selbst neigt in den fortgeschrittensten Typen (*Heteropterys*-Sekt. *Pachypterys* und daran anschließend *Lophopterys*, ferner *Stigmatophyllum*, *Janusia* und mehr noch *Camarea* und *Aspicarpa*) wieder zum Verschwinden, bis er schließlich nur noch durch einen schmalen Kamm angedeutet wird. — Wie bei *Tetrapterys*, so tritt auch bei den fortgeschrittensten *Banisterieae* eine Änderung in der Konsistenz der Fruchtwandung ein; der sonst häutig-lederige Flügel wird dicklederig, kurz und breit bei *Stigmatophyllum* § *Eurypterys* und *Heteropterys* § *Pachypterys*.

Eigentümlich sind die schizogenen Hohlräume in der Fruchtwandung bei *Caucanthus*, *Diplopterys* und *Stigmatophyllum* § *Eurypterys*.

4. Bei der paläotropischen Ausgangsgattung *Aspidopterys* ist der Keimling ganz gerade mit ganz gleichen, flachen, länglichen Keimblättern. Bei den allermeisten *M.* sind aber die Keimblätter notorrhiz umgeschlagen und dabei das äußere, umfassende ± größer, kräftiger als das innere; ja das letztere bleibt manchmal (z. B. bei der weit fortgeschrittenen Gattung *Hiraea*) fast bis zum Verschwinden zurück. Seltener umfaßt das größere Keimblatt das kleinere auch mit den Seitenrändern; in wenigen, weit fortgeschrittenen Gattungen (*Dinemandra*, *Pterandra*, *Acmanthera*, *Byrso-*

*nima)* sind die linear-länglichen Keimblätter notorrhiz uhrfederartig zusammengerollt.

### C. Andröceum.

Die Ausbildung des typisch obdiplostemonen Andröceums gibt eine vortreffliche Grundlage für die Unterscheidung und Gruppierung der Arten so mancher großen Gattung. Bei den Ausgangstypen (sowohl der ganzen Familie, wie der Gruppen, ja auch einzelner größerer Gattungen, z. B. *Mascagnia*, *Heteropterys*, selbst auch *Banisteria*) ist das Andröceum streng aktinomorph, 5strahlig. Dabei sind häufiger die äußeren (epipetalen) Staubblätter kleiner als die inneren (alternipetalen = episepalen); etwas weniger häufig stimmen beide Kreise an Größe miteinander überein, wie z. B. bei *Tetrapterys*, *Galphimia*, *Byrsonima*, *Heteropterys* zum größten Teil, auch bei fast allen paläotropischen Gattungen. Verhältnismäßig oft entwickelt sich (wie in Kelch, Krone und Gynäceum, so auch im Andröceum) Schräg-Zygomorphie nach dem 3. (d. i. seitlich vorn gelegenen) Kelchblatt. Dem bequemeren und kürzeren Ausdruck zuliebe habe ich in meinen Arbeiten die Stelle dieses 3. Kelchblattes kurzweg als Vorderseite, die des auf der Gegenseite stehenden innersten (5.) Kronblattes als Hinterseite bezeichnet — entsprechend der nicht seltenen schwachen Drehung der Blüte. Bei der vorerwähnten Zygomorphie des Andröceums ist nun bald die Gegend vor den beiden (hinteren) Seitengriffeln, bald die vor dem vorderen Griffel, bald beide ± gefördert, hingegen die Hinterseite (d. i. zwischen den beiden hinteren Griffeln) geschwächt. Besonders häufig sind die beiden seitlich-hinteren epipetalen Staubblätter gefördert, oft genug sehr viel kräftiger als selbst die episepalen (z. B. bei der *Mascagnia*-Series *Zygandra*, *M. multiglandulosa*, *Malpighia* § *Digigantostema*, *Heteropterys* § *Macroprosopis*). Viel seltener sind die beiden vor den hinteren seitlichen Kelchblättern bezw. vor den hinteren Griffeln stehenden Staubblätter die besonders geförderten, wie bei *Mascagnia hippocrateoides* und *M. jamaicensis* und bei den fortgeschritteneren *Hiraea*-Arten.

Die eigenartigen Verhältnisse im Andröceum von *Banisteria* und *Stigmatophyllum* sind in meinen Monographien ausführlich dargelegt, — sowohl an sich, als auch in ihrer Fortentwicklung ersichtlich; sie laufen in der Hauptsache auf eine Förderung der Vorderseite und der Stellen vor den Griffeln, auf eine Schwächung der Hinterseite und auf Krümmungen nach Maßgabe der Symmetrieebene hinaus. Die die Förderung ausdrückende Anschwellung des Konnektivs und eine gleichzeitige Verkümmerung der Fächer führt zu den 5 bekannten episepalen Staminodien von *Peixotoa*, wie das in »*Malpigh.* amer. II.« deutlich zu ersehen ist. Die Fortentwicklung von *Peixotoa* führt in fast völligem Abort dieser episepalen Staminodien zu *Cordobia*. Gerade so führt der Abort der Kelchstaubblätter von *Tetrapterys* zu *Mionandra*, der allmähliche Schwund von Staubblättern zu *Dinemagonum*, wo die beiden hinteren episepalen An-

theren verkümmern. Während so bei *Dinemagonum*, *Stigmatophyllum*, *Peixotoa* und *Cordobia* die episepalen Staubblätter der Verkümmerung verfallen, bleiben diese bei *Schwannia* und ± auch bei *Janusia*, *Camarea* und *Aspicarpa* gerade erhalten, und es verkümmern hier die epipetalen; nur das vor dem 5. (innersten) Kronblatt stehende Staubblatt, das doch sonst meist am kümmerlichsten bedacht ist, erhält sich noch bei *Schwannia* und *Camarea*. Dabei waltet eine ausgeprägte Zygomorphie nach der bekannten Symmetrieebene, und zwar bei der *Schwannia*-Untergattung *Wannschia* bald mit Förderung der Vorder-, bald der Rückseite und dabei immer auch der Griffelstellen, bei *Janusia*, *Camarea* und *Aspicarpa* mit deutlicher Förderung der Hinterseite.

Ähnliche Vorgänge spielen sich (vgl. »*Malp.* amer. I.«, S. 4 u. 22—34) auch bei den zur Untergruppe der *Mascagniinae* gehörigen meiostemonen Gattungen *Mionandra*, *Dinemandra*, *Gaudichaudia* und *Tritomopterys* ab.

Während fast alle anderen paläotropischen *M.* ein strahliges Andröceum mit ziemlich gleichen Staubblättern der beiden Kreise enthalten, zeigt sich *Hiptage* (wie im Gynäceum mit dem einzigen Griffel, so auch im Andröceum) sehr stark zygomorph mit sehr kräftiger Förderung der Vorderseite (ähnlich wie bei *Caesalpinia*).

## D. Krone.

Die Knospendeckung der Kronblätter der *M.* ist wohl allgemein als cochlear in der Weise zu bezeichnen, daß gewöhnlich das zwischen dem 1. und 3. Kelchblatt gelegene Kronblatt als äußerstes und jedenfalls das auf der Hinterseite liegende 5. Kronblatt als das innerste auftritt.

Durch dieses 5. (innerste, hintere, unpaare) Kronblatt geht allemal die Symmetrieebene der Krone, sie fällt also mit der des Andröceums und Gynäceums (sowie des Kelches) zusammen. Es darf nämlich nur in den primitivsten Gattungen, ganz besonders bei *Aspidopterys*, die Krone noch als strahlig bezeichnet werden; allermeist ist sie zweiseitig-symmetrisch. Diese Symmetrie drückt sich allerdings anfänglich nur erst durch die Haltung der Kronblätter aus, indem (während bei *Aspidopterys* alle 5 gleichmäßig schräg-aufrecht stehen), hier das 5. ± aufrecht bleibt, die übrigen 4 aber sich zurückkrümmen und zwar sehr oft ς-förmig, d. i. der Nagel rückwärts und die Platte wieder aufwärts gebogen. Später aber und meistens unterscheidet sich dieses 5. auch durch seine ganze Ausbildung von den anderen: der Nagel ist dicker, breiter, fleischiger (manchmal unter der Platte gliederig-eingekerbt), die Platte kleiner, kürzer, oft fleischiger, am Rande mehr drüsig-gezähnt, meist dunkler-gefärbt und in der Knospenlage knitterig. — In der Regel nehmen die Kronblätter vom äußersten (als größtem) bis zum innersten (5. als kleinstem) an Größe ab; ein

Beispiel für das (sehr seltene) umgekehrte Verhalten gibt die *Malpighia*-Subsekt. *Opisanthis.*

In den primitivsten Formen (z. B. *Aspidopterys*) sind die Kronblätter ungenagelt, länglich, schwach ausgehöhlt, ganzrandig. In der Weiterentwicklung treten dann Randwimperhaare, Zähne, Kerbzähne, endlich Fransen auf, — ferner ein zunächst kurzer, gerader, dann nach und nach verlängerter und (meist allerdings abgesehen von dem gerade bleibenden oder sogar emporgekrümmten 5.) zurückgekrümmter Nagel; dabei verbreitert sich die Platte und höhlt sich tiefer aus zur Form einer Schöpfkelle oder sogar eines Helmes. Die Randfransen treten zuerst und hauptsächlich in der Nachbarschaft des Nagels, zuweilen sogar an diesem selbst auf und enden nicht selten (besonders am 5. Kronblatt) mit einer Drüse. Besonders lang und zahlreich sind diese Fransen unter den altweltlichen *M.* bei der fortgeschrittensten Gattung *Hiptage*, viel mehr aber unter den neuweltlichen bei *Banisteria*, *Stigmatophyllum*, *Peixotoa* und namentlich *Schwannia*, welcher darum Jussieu den (später allerdings wieder eingezogenen) Namen *Fimbriaria* gab. Merkwürdigerweise nimmt diese Randzerfaserung der Kronblattplatte bei den über *Schwannia* hinaus entwickelten Zwergsträuchern *Janusia*, *Camarea* und *Aspicarpa* wieder ab, ja geht bei *Janusia gracilis* Gray wieder ganz verloren. Wir begegnen hier also einer ähnlichen Rückbildung, wie bei den Griffeln von *Stigmatophyllum* § *Brachypterys* bezw. bei dem Rückenflügel von *Stigmatophyllum puberum* (Rich.) Juss. und § *Brachypterys*, *Heteropterys* § *Pachypterys* und daran anschließend von *Lophopterys* sowie von den eben erwähnten Zwergsträuchern.

## E. Kelch.

Der (in der Knospendeckung quincunciale) Kelch ist bei den ursprünglicheren *M.* gleichfalls 5strahlig, bei den späteren zweiseitig-symmetrisch, — besonders wenn die Achse der Blüte unter einem Winkel gegen den Stiel steht. Diese Zygomorphie zeigt sich aber viel weniger in der verschiedenen Größe oder Form der Kelchblätter, als vielmehr in der Zahl, Größe und Verteilung der Kelchdrüsen, die eben den ursprünglicheren Typen fehlen.

Diese Kelchdrüsen gehören ja (zusammen mit den »Malpighiaceenhaaren«) zu den charakteristischsten und bekanntesten Merkmalen der Familie. Die Annahme aber, daß sie auch innerhalb der Familie ein besonders gutes systematisches Merkmal abgäben, erfüllt sich nur in bescheidenem Maße. Allerdings sind manche besondere Formen von Kelchdrüsen auch für bestimmte Gattungen charakteristisch. Indes ist es schon bedenklich, daß manchmal nicht bloß innerhalb derselben Gattung, sondern auch bei derselben Art oder einem noch geringwertigeren systematischen Formenkreise bald Drüsen in verschieden-starker Ausbildung vorkommen, bald fehlen, z. B. bei *Heteropterys trigoniifolia* Juss., *H. confertiflora* Juss., *H. rufula* Juss.,

*H. cochleosperma* Juss., *H. megaptera* Juss., *H. aceroides* Gris., *H. pauciflora* Juss., *H. crenulata* Gris., *H. Leschenaultiana* Juss. usw. usw., ferner *Byrsonima sericea* DC., *B. lancifolia* Juss., *B. chrysophylla* (Spr.) H.B.K. usw.

Allermeist trägt ein Kelchblatt zwei Drüsen nebeneinander, in gewissen Fällen aber nur 1, niemals mehr als 2. Eine absolute (d. h. in den vielen Hunderten der von mir untersuchten Blüten ausnahmslos befundene) Gesetzmäßigkeit liegt darin, daß die Versorgung mit Kelchdrüsen sowohl ihrer Zahl als auch ihrer Größe nach vom vorn (oder unten) stehenden 3. Kelchblatt aus nach hinten (oben) zu allmählich zunimmt. So trägt der Kelch von *Hiptage* überhaupt nur 1 vor das 5. Kronblatt treffende (also an der Grenze zwischen den beiden hinteren Kelchblättern stehende) große Drüse. Wenn, wie z. B. bei sehr vielen *Malpighia*-Arten, bei *Dinemagonum* und *Dinemandra*, nur 6 Kelchdrüsen entwickelt sind, tragen deren die beiden hintersten Kelchblätter je 2 und die beiden anstoßenden je 1 am hinteren (oberen) Rande. Hier sowohl wie beim Vorkommen von (7—)8 Kelchdrüsen bleibt das vorn (unten) stehende Kelchblatt drüsenlos, bei im ganzen 9 Drüsen trägt es nur 1 und zwar die kleinste; ja selbst wenn 10 Drüsen auftreten, sind die beiden des 3. Kelchblattes noch sehr oft kleiner als die anderen; einzig und allein, soweit mir erinnerlich, bei *Banisteria dispar* (Gris.) Ndz. hat es den Anschein, als ob die dem 3. Kelchblatt anhaftenden Drüsen am kräftigsten seien und am weitesten auf den Blütenstiel sich hinabziehen.

Meist bleiben die Kelchdrüsen untereinander getrennt oder doch deutlich unterscheidbar. Bei *Bunchosia* verschmelzen des öfteren die beiden anstoßenden von 2 verschiedenen Kelchblättern, bei *Diplopterys* ± weitgehend die beiden desselben Kelchblattes. Bei *Lophopterys* trägt jedes der 5 Kelchblätter über seiner Mittellinie eine einzige kreisförmige, die man wohl für eine vollkommene Verwachsung der beiden (sonst getrennten) Drüsen halten darf. — Auffällig ist das neuerliche Verschwinden der Kelchdrüsen bei der fortgeschrittensten *Banisteria*-Subsekt. *Anadenia*.

Nicht unerwähnt bleiben darf die nachträgliche Vergrößerung der Kelchblätter von *Thryallis* als eigenartige Fortentwicklungserscheinung.

## F. Blütenstand.

Die Blütenstände der *M.*, und zwar sowohl die Teil- wie die Gesamtblütenstände gehören dem traubigen Typus an und sind ursprünglich echte, endständige Trauben an der Spitze beblätterter Zweige. Bei manchen Gattungen (z. B. bei *Mascagnia*, *Tetrapterys*, *Banisteria*, einigermaßen auch bei *Stigmatophyllum* und *Malpighia*) liegt der allmählich fortschreitende Übergang der Teilblütenstände aus gewöhnlichen Trauben in schirmartige Trauben und dieser in echte Dolden sowie eine Verminderung der Blütenzahl dieser Dolden zumeist auf 4 (bei *Malpighia* bis auf 2, ja sogar 1) klar vor Augen. Hingegen bei der 2. *Heteropterys*-

Untergattung *Euheteropterys* (und daran anschließend *Lophopterys*) vollzieht sich der Fortschritt im entgegengesetzten Sinne, indem die Trauben an Blütenzahl zunehmen und dabei die Blütenstiele an Länge abnehmen, so daß die langen Trauben fast das Aussehen von Ähren gewinnen.

In den zusammengesetzten Blütenständen bleibt auch bei schirmartigen oder doldigen Teilblütenständen der Hauptblütenstand zumeist echt gestreckt-rispenartig; bei *Tetrapterys*, *Diplopterys*, *Banisteria* und *Peixotoa* neigt derselbe zu mehr schirmartiger Ausbildung, noch mehr bei *Stigmatophyllum*, und bei manchen *Hiraea*-Arten wird er schließlich zu einer zusammengetzten Dolde mit 3 Hauptstrahlen.

Der Blütenstiel ist typisch in einen unteren »pedunculus« und oberen »pedicellus« gegliedert. Vielfach (z. B. bei *Tetrapterys*, *Heteropterys* und *Banisteria*) läßt sich verfolgen, wie sich innerhalb einer Gattung — gleichzeitig mit der Fortentwicklung aller sonstigen Blüten- und Fruchtmerkmale — der »pedunculus« allmählich fortschreitend verkürzt und der »pedicellus« entsprechend verlängert. Selten nehmen die beiden Teile die umgekehrte Entwicklung, daß nämlich der »pedunculus« sich verlängert und der »pedicellus« sich verkürzt, so bei *Mascagnia* § *Pleuropterys, Diplopterys Araujei* (Schwacke) Ndz., *Gaudichaudia*, *Tritomopterys*, *Janusia*, *Camarea* und *Aspicarpa*.

Die beiden Vorblätter stehen bei ursprünglichen Typen von *Mascagnia* und *Tetrapterys* tief unterhalb der Gliederung und wohl auch voneinander entfernt, in den allermeisten Fällen aber einander gegenüber an der Spitze des »pedunculus«, also an der Gliederung. — Zuweilen (z. B. bei *Mascagnia* § *Eumascagnia* und § *Notopterys*, *Spachea*, *Bunchosia*) entwickeln sie fortschreitend 1 Drüse an ihrer Unterseite (hier auch wohl 2) oder Spitze. — Bei *Diplopterys Araujei* (Schwacke) Ndz. verwachsen die beiden unmittelbar unter der Blüte stehenden, kahnförmigen Vorblätter zu einer die Blüte verhüllenden, hülsenartigen und hülsenartig sich öffnenden Tasche. — Eine ganz ähnliche Hülle umschließt die 4strahligen Dolden von *Peixotoa*; nur wird sie hier gebildet von den sehr großen, jederzeit zu je 2 verwachsen bleibenden Nebenblättern der beiden unmittelbar unter der Dolde stehenden Laubblätter, deren Spreiten selbst auf schmale Zungen etwa von der Länge der Nebenblätter reduziert sind.

## G. Blätter.

Die Spreite der *M.*-Blätter ist allermeist einfach und absolut ganzrandig und durchläuft dabei fast alle Formen vom runden bis zum fast nadelförmig-linearen (*Camarea ericoides* St. Hil.) Blatt. Sehr selten ist der Rand etwas gekerbt mit Drüsen in den Einkerbungen (z. B. *Heteropterys crenulata* Gris.) oder geschweift mit Stieldrüsen (*Stigmatophyllum*-Arten) oder steifen Nadelhaaren (*Malpighia*-Subsekt. *Odontochaete*) als Abschluß der Zähne. Nur in der Gattung *Stigmatophyllum* tritt (und zwar in jeder

der 4 ersten Sektionen für sich) die Tendenz zur Ausgliederung der Spreite auf. Jede dieser 4 Sektionen beginnt mit eiförmigen, am Grunde abgerundeten, durchaus ganzrandigen Blättern; in der Fortentwicklung einer jeden Sektion werden dann die Blätter drüsig-geschweift, am Grunde herznierenförmig, ferner epheuartig eckig oder gelappt, schließlich weinblattähnlich gespalten, geteilt und schnittig.

In den Ausgangsformen und überhaupt sehr oft ist der Blattstiel mittellang und mittelstark. Mehrfach werden nun im weiteren Fortschritt die Blätter kurz- und dickgestielt und schließlich sitzend. Am deutlichsten erkennbar ist diese Fortentwicklung des Blattstieles in der *Byrsonima*-Series *Eriodes*, deren Schlußarten *B. crassa* Ndz. und *B. basiloba* Juss. halbstengelumfassende Blätter besitzen. Andererseits werden aber bei *Stigmatophyllum* die Blattstiele vielfach immer länger und dünner und gekrümmt, bis sie schließlich z. B. bei *S. iatrophifolium* Juss. schon stark denjenigen von *Tropaealum* gleichen und, wenn sie auch jetzt noch nicht dazu dienen, so doch bestimmt zu sein scheinen, später einmal zur Unterstützung des Kletterns zu dienen.

Die Nebenblätter stehen bei den *Pyramidotorae* allermeist als unscheinbare Spitzchen an den beiden Seiten des Grundes des Blattstieles und neigen meist zur Verkümmerung, zuweilen zu unscheinbaren Drüsen werdend. Eine besondere Entwicklung nehmen sie einmal bei *Hiraea*, wo sie als pfriemelige, bis $^1/_2$ cm lange Spitzen am Blattstiel emporrücken und schließlich (z. B. bei *H. fagifolia* [DC.] Juss., *H. demerarensis* [Juss.] Ndz., *H. faginea* [Sw.] Ndz. und *H. chrysophylla* Juss.) unmittelbar unter der Spreite stehen, — andererseits bei *Tetrapterys*, worüber ich schon eingangs sprach, und bei *Banisteria*, *Peixotoa* und *Cordobia*. Bei *Banisteria* sind die Nebenblätter immer klein und stehen meist rechts und links am Grunde des Blattstieles; nur bei mehreren Arten der Series *Psilothece* (z. B. *B. oxyclada* Juss., *B. metallicolor* Juss., *B. salicifolia* DC., *B. argentea* Spr.) verwachsen sie zu einem interpetiolaren Ringe; in den Gattungen *Peixotoa*, die auch in ihren anderen Merkmalen bei den erwähnten *Banisteria*-Arten ihren Anschluß findet, sowie bei der aus *Peixotoa* entwickelten *Cordobia* werden diese Interpetiolarstipeln sehr große, kräftige Gebilde, deren Rolle im Blütenstande von *Peixotoa* schon oben berührt wurde. — Auch die gewöhnlich einzeln median in der Achsel der Blätter stehenden Intrapetiolarstipeln sind erst durch Verwachsung entstanden; so findet man noch in der großen Gattung *Byrsonima* z. B. bei den 3 Arten der Subseries *Eurylepis* (*B. gaultherioides* Gris., *B. rigida* Juss. und *B. triopterifolia* Juss.) je 2 getrennte Intrapetiolarstipeln; desgleichen auch bei *Tetrapterys*, wie eingangs (S. 164) erwähnt.

Viel bemerkt und in ihrer biologischen Bedeutung bekannt sind die Blattdrüsen. Hier sei zunächst darauf hingewiesen, daß dieselben in den Ausgangstypen der Familie nicht vorhanden, also erst in der Ent-

wicklung der Familie erworben sind. Es scheint, daß dieselben zunächst in größerer Zahl auf der Unterseite der Blattspreite auftreten, dann des öfteren auf den Blattrand rücken bezw. nach dem Grunde der Blattspreite und dann (meist in der Zweizahl) sich am Blattstiel hinabziehen. Interessenten empfehle ich diesbezüglich das Studium von *Heteropterys* und *Stigmatophyllum*.

## Schluß.

Vermutlich läßt sich eine Fortentwicklung in ähnlicher Weise auch in anderen Pflanzenfamilien verfolgen. Je mehr das geschehen wird, desto richtiger wird man die Einzelheiten erfassen und bewerten. Jedenfalls erhöht eine solche Betrachtungsweise den (sonst etwas mageren) Reiz systematischer Untersuchungen und ergibt manchen Anhaltspunkt für die Erkenntnis der näheren oder entfernteren Verwandtschaft verschiedener Pflanzenformen. Man muß sich dabei nur immer streng und vorurteilslos selbst kontrollieren und darf sich nicht der irrigen Annahme hingeben, daß die Fortentwicklung in einem Formenkreise immer in derselben Richtung erfolge. Ich habe oben Beispiele dafür beigebracht, daß diese Entwicklung manchmal bei derselben Gattung nach zwei genau entgegengesetzten Richtungen hinneigt. Andererseits erwies sich aber *Tetrapterys* als ein Beispiel einer diphyletischen Gattung, indem in zwei getrennten Formenkreisen (ausgehend von *Mascagnia*) unabhängig voneinander dieselbe Entwicklungstendenz obwaltete und zu ähnlichen Resultaten führte.

---